

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Tereza Rutová**

**Diverzita sladkovodních epigeických blešivců**

Diversity of freshwater epigeic amphipods

Bakalářská práce

Vedoucí práce: **doc. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D.**

Praha, 2015

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 8. 2015

Podpis

## **Poděkování**

Ráda bych velice poděkovala svému školiteli, Adamu Petruskovi, za cenné rady a připomínky a hlavně za celkové vedení této práce. Poděkování si také zaslouží Denis Copilaș-Ciocianu za poskytnutí potřebné literatury.

## Abstrakt

Blešivci, nejdíverzifikovanější skupina různonožců (Amphipoda), se vyskytují jak ve vodách mořských, tak i brakických a sladkovodních. Ve sladkých vodách pak existují formy obývající povrchové (epigeické) a podzemní (hypogeické) habitaty, přičemž tato práce bude zaměřena především na sladkovodní epigeické skupiny. Sladkovodní blešivci obývají pevninské vody všech kontinentů, avšak největší druhová diverzita je patrná v Palearktické oblasti. Nelze je však nalézt v povrchových vodách tropických oblastí. Tito různonožci jsou charakterističtí absencí larválního a jakéhokoliv rezistentního stádia. Jejich dnešní diverzita a distribuce díky tomu reflektuje historické události typu fluktuace hladin moří, orogeneze či zalednění od období paleocénu po současnost. Cílem práce bude shrnout, které procesy a ve které době diverzitu sladkovodních epigeických blešivců ovlivnily. Část práce se věnuje čeledím vyskytujícím se v Austrálii (Chiltonidae), na Novém Zélandu (např. Phreathogammaridae) a v Severní a Jižní Americe (Hyalellidae). Zaostrěno je však především na čeleď Gammaridae, do které by podle posledních studií měly patřit linie vyskytující se v oblasti celého Palearktu včetně endemických skupin v jezeře Bajkal a v celé Pontokaspické oblasti. V historii vývoje linií blešivců registrujeme mnohé případy adaptivních radiací. Mezi studované oblasti, kde k radiaci této skupiny došlo, patří jezera Bajkal a Ohrid a také Pontokaspická oblast. Samotný rod *Gammarus* patří mezi nejběžnější sladkovodní epigeické blešivce v oblasti západního Palearktu. Dosud bylo popsáno více než 200 druhů a druhových komplexů tohoto rodu. Větší pozornost je směřována na vybrané druhové komplexy *Gammarus fossarum* a *G. balcanicus*, *G. lacustris*, *G. duebeni* a *G. tigrinus*. Značnou diverzitu rodu *Gammarus* ovlivnily na široké časové škále od třetihor až po holocén z výše zmíněných procesů především orogeneze, fluktuace hladin moří, pleistocenní glaciály a vícenásobné kolonizace sladkých vod.

**Klíčová slova:** Amphipoda, Gammarus, kryptická diverzita, geografická distribuce, Evropa

## **Abstract**

Gammarids, the most diverse group of Amphipoda are present in marine, brackish and fresh waters. In freshwater there are forms inhabiting the surface (epigean) and underground (hypogean) habitats and this thesis will be focused on epigean freshwater groups. Freshwater gammarids inhabit the continental waters of all continents, but the highest species diversity is evident in the Palearctic region. However they cannot be found in the surface waters of the tropical regions. These amphipods are characterized by the absence of any resistant or larval stages. Thus the present diversity and distribution reflects historical events like the fluctuation in sea levels, orogeny or period of glaciation from the Paleocene to the present. The goal of this thesis will be to summarize which processes and in which period the diversity of freshwater epigean amphipods were affected. One part of this thesis is dedicated to the families occurring in Australia (Chiltonidae), New Zealand (eg. Phreathogammaridae) and the North and the South America (Hyalellidae). The main focus is on family Gammaridae in which according to recent studies should include lineages occurring in the entire Palearctic including endemic groups in the Lake Baikal and across the Ponto-Caspian area. In the history of the development of gammarids lineages we have registered many cases of adaptive radiations. Among the study areas where the radiations of this group occurred, includes lakes Baikal and Ohrid and Ponto-Caspian area. The genus *Gammarus* is the most common freshwater epigean amphipod along the Western Palearctic. It has been previously described more than 200 species complexes and species in this genus. Greater attention is directed to the selected species complexes *Gammarus fossarum*, *G. balcanicus*, *G. lacustris*, *G. duebeni* and *G. tigrinus*. The considerable diversity in the genus *Gammarus* was on a wide range impacted from the Tertiary period to the Holocene from mentioned processes primarily orogeny, fluctuations in the sea levels, Pleistocene glaciations and multiple colonization of freshwaters.

**Key words:** Amphipoda, *Gammarus*, cryptic diversity, geographic distribution, Europe

# Obsah

1 Úvod .....	1
2 Stavba těla a ekologie blešivců .....	2
3 Fylogeneze sladkovodních různonožců .....	3
3.1 Systematika řádu Amphipoda.....	3
3.2 Rozšíření a biogeografie sladkovodních blešivců .....	5
4 Počátek evolučního vývoje sladkovodních epigeických blešivců čeledi Gammaridae .....	7
5 Adaptivní radiace blešivců v jezerech.....	9
5.1 Jezero Bajkal.....	9
5.2 Ohridské jezero.....	12
5.3 Pontokaspická oblast .....	13
6 Diverzifikace druhových komplexů <i>Gammarus fossarum</i> a <i>Gammarus balcanicus</i> .....	15
6.1 Druhový komplex <i>Gammarus fossarum</i> (blešivec potoční).....	15
6.2 Druhový komplex <i>Gammarus balcanicus</i> .....	18
7 Preglaciální a postglaciální kolonizace .....	19
7.1 Druhový komplex <i>Gammarus lacustris</i> (blešivec jezerní).....	19
7.2 <i>Gammarus tigrinus</i> a <i>Gammarus duebeni</i> .....	21
8 Diverzita blešivců na jižní polokouli .....	23
8.1 Rod <i>Hyaella</i> .....	24
8.2 Austrálie a Nový Zéland.....	24
9 Závěr.....	26
10 Seznam literatury.....	12

## 1 Úvod

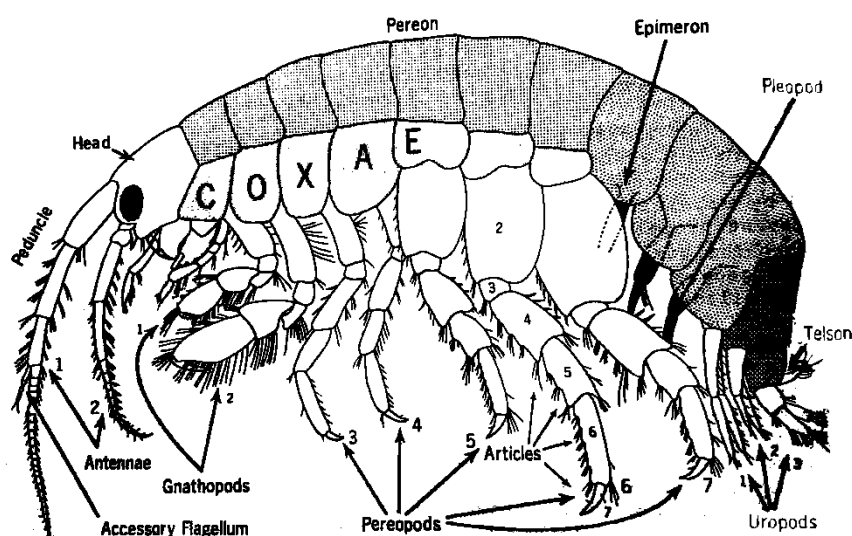
Sladkovodní blešivci tvoří polyfyletickou skupinu, jelikož pevninské vody z moře kolonizovali v mnoha etapách historického vývoje planety. Z různých příčin (orogenní činnost, zalednění oblastí a fluktuace hladiny oceánů během glaciací, změna teploty či salinity aj.) byla ovlivněna i jejich následná diverzifikace a speciace (Cristescu & Hebert 2005; Sutherland 2006; Väinölä et al. 2008; Hou et al. 2011; Lowry & Myers 2013; Hou et al. 2014).

Nejzajímavější jsou pro nás události posledních 70 milionů let. Do tohoto dlouhého období jsou datovány odhady vzniku současných druhů a druhových komplexů (například Siegismund & Müller 1991; Vainio & Väinölä 2003; Wellborn et al. 2005; Hou et al. 2013). Výskyt blešivců je často velice fragmentovaný, druhy bývají mnohdy endemické, a to především z důvodu, že tyto vodní korýši s malou schopností aktivní disperze jsou postupně izolováni v závislosti na vzniku přirozených bariér v povodí jejich výskytu (Barnard & Barnard 1983; Kelly et al. 2006; Väinölä et al. 2008; Knox et al. 2011; Hou et al. 2014).

Pochopení diverzity a evoluce jednotlivých druhů a vyšších taxonomických řádů by nemělo být jen záležitostí porovnávání charakteristických morfologických znaků (například Barnard & Barnard 1983; González & Watling 2002; Fišer et al. 2013), ale je především podloženo molekulárními analýzami (například Sherbakov 1999; Hou et al. 2007; Krebes et al. 2010; Weiss et al. 2014). Tyto analýzy v některých případech případnou předchozí analýzu založenou na morfologii podporují a v některých jsou s ní v rozporu. Výsledky výzkumů založených na porovnání vybraných jaderných a mitochondriálních genů odhalují nejen informace o vztazích mezi jednotlivými druhy, rody a čeleděmi, ale nabízejí i detailnější pohled na genetickou variabilitu uvnitř druhových komplexů, fylogenezi a fylogeografii jednotlivých linií a na populační strukturu (Petrusek 2013).

## 2 Stavba těla a ekologie blešivců

Různonožci (Crustacea: Malacostraca: Amphipoda) se až na některé suchozemské druhy z čeledi Talitridae (Fenwick & Webber 2008) vyskytují pouze ve vodních habitatech. Jako blešivce obvykle označujeme různonožce s laterálně zploštělým tělem (obr. 1). Velikost těla dospělé sladkovodních blešivců bývá obvykle v rozmezí 2 až 40 mm. Navíc rozdílnost ve velikosti těla může napovídat zvolené životní strategii (Väinölä et al. 2008). Například jedinci menších druhů v jezeře Bajkal bývají zahrabáni v sedimentu či se pelagicky vznášejí ve vodním sloupci (*Macrohectopus branickii*), naproti tomu jedinci větších druhů se pohybují na povrchu sedimentu (Sherbakov 1999; Kamaltynov 1999b).



Obr. 1 Generalizovaná stavba blešivce. Převzato z Barnard & Barnard (1983).

Morfologická stavba je však proměnlivá a každá skupina blešivců má své charakteristické znaky. Zásadní je například (ne)přítomnost očí, což může být dobrý znak při odlišení, zda se jedná primárně o zástupce vod podzemních či povrchových (Barnard & Barnard 1983; Sutherland 2006; Hou et al. 2014).

Epigeické formy se vyskytují zejména v chladných tekoucích vodách, ale žijí i v jezerech, a primárně sladkovodní taxony pronikají i do brakických vod (Väinölä et al. 2008). Blešivci jsou detritovoři (drtiči) rostlinných a organických zbytků. Existují ale i druhy živící se jako filtrátoři (Macneil et al. 1999) či dravci (Macneil et al. 1997; Kinzler et al. 2009).

Nízká schopnost disperze blešivců je zapříčiněna absencí odolného stádia v životním cyklu. Samička nosí embrya v marsupiu (vážku) mezi hrudními končetinami a juvenilní stádia pak dospívají bez jakéhokoliv metamorfovaného stádia (Sutcliffe 1992).

### 3 Fylogeneze sladkovodních různonožců

#### 3.1 Systematika řádu Amphipoda

Různonožci (Malacostraca: Amphipoda) jsou vyšší korýši, jejichž vznik je datován na období karbonu (před 300 – 360 miliony let) (Hou et al. 2011; Lowry & Myers 2013). Existuje velké množství forem mořských a sladkovodních (Väinölä et al. 2008; Costa et al. 2009; Hou et al. 2011; Trontelj et al. 2012).

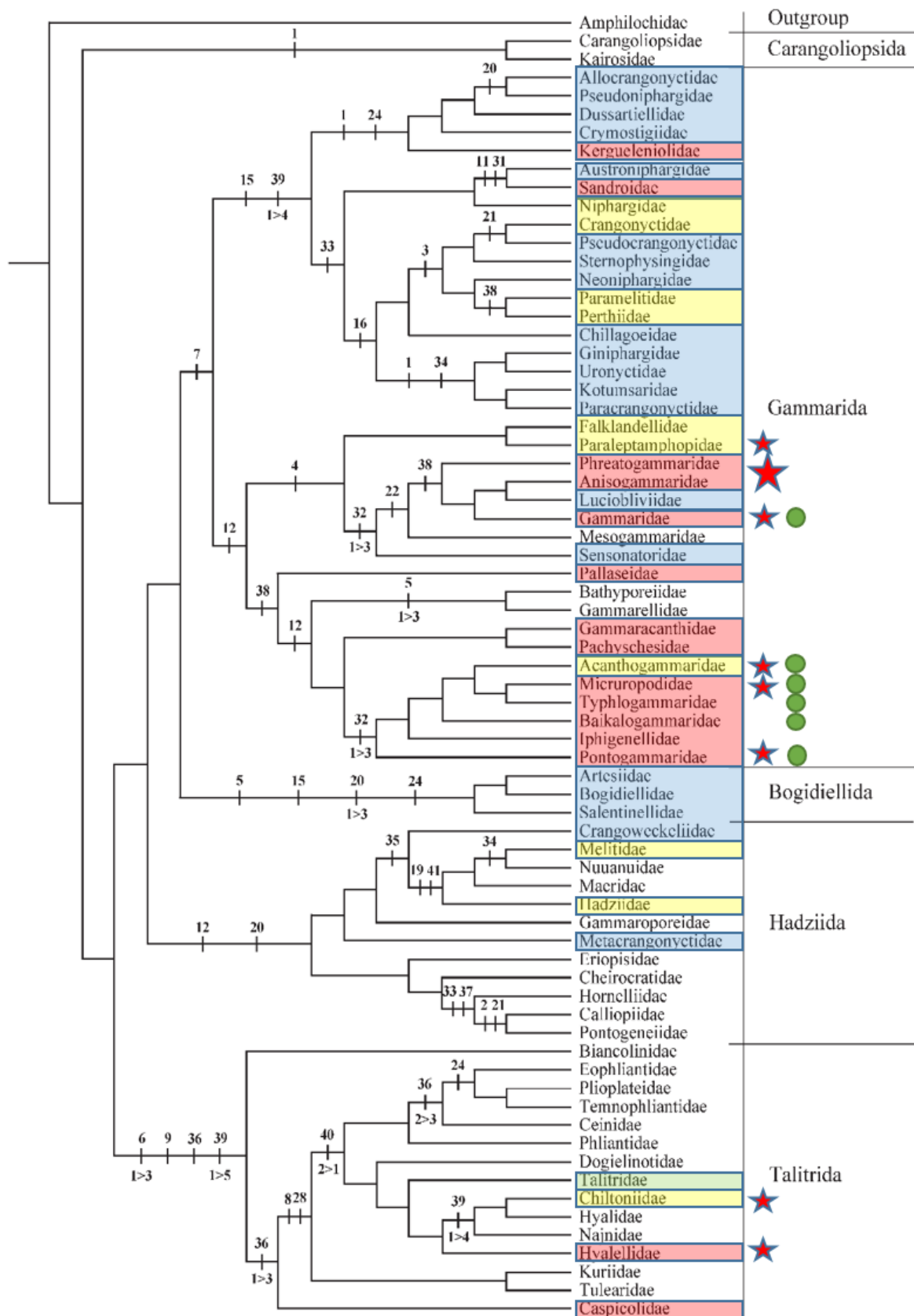
Fylogeneze řádu Amphipoda je velice komplikovaná (Martin & Davis 2001). Lowry a Myers (2003) však nejprve v roce 2003 zavedli skupinu Corophida a v roce 2013 ve své studii navrhli nový podřád Senticaudata. Zároveň podali i návrh, jak by mohl vypadat kladogram toho podřádu (viz obr. 2) a na které podřády (Gammaridea, Caprellidea, Hyperidea a Ingolfiellidea) by se tedy měl řád Amphipoda dělit (Lowry & Myers 2013).

Kladogram příbuznosti podřádů a čeledí v pojetí Lowryho a Myerse (2013) byl vytvořen na základě morfologických podobností, a nebyl podložen molekulární analýzou, která by potvrdila správnost tohoto rozdělení. Bohužel mezi výsledky prací z let 2011 a 2013, které jsou na rozdíl od této studie založené na sekvenaci jednoho mitochondriálního a tří jaderných genů, existují značné rozdíly v rozřazení gammaroidních blešivců (na tento problém poukazují na obr. 2) (Hou et al. 2011, 2013).

Podle navržené změny z roku 2013 (Lowry & Myers 2013) by se tedy různonožci měli dělit na podřády Gammaridea (tvořen výhradně mořskými čeleděmi), Senticaudata, Hyperidea a Ingolfiellidea. Mezi Senticaudata patří dřívější podřád Caprellidea a vytváří společně s podřádem Corophiidea skupinu Corophiida. Dále jsou zde zařazené téměř všechny sladkovodní čeledi z bývalého podřádu Gammaridea. Podřád Senticaudata zahrnuje skupiny Carangoliopsida, Talitrida, Hadziida, Corophiida, Bogidiellida a Gammarida (Lowry & Myers 2013).

Lowry a Myers (2013) ve své studii sice zmiňují, že pro potvrzení jimi navrženého kladogramu bude zapotřebí molekulární analýza, ale ve svých dosavadních pracích nezohlednili již dostupná molekulárně fylogenetická data. V budoucnu je opravdu zapotřebí provést komplexní multigenovou fylogenetickou analýzu, která by objasnila všechny nesrovnalosti.





Obr. 2 Kladogram čeledí, sestavený na základě morfologických znaků, které jsou součástí podřádu Senticaudata. Převzato a upraveno podle Lowry & Myers (2013). Barvy rámečků označují, zda zástupci jednotlivých čeledí jsou převážně epigeičtí (červený) nebo hypogeičtí (modrý). V případě žlutého rámečku se nejedná o výhradní preferenci a zelený rámeček označuje výjimečnou suchozemskou čeleď Talitridae. Neoznačené čeledi mají výhradně mořské zástupce. V práci budou detailněji zmíněné skupiny, u kterých je hvězdička. Čeleď Gammaridae je z hlediska diverzity sladkovodních epigeických blešivců zcela zásadní, přičemž další zeleně označené čeledi jsou na základě fylogenetické analýzy jednoho mitochondriálního a tří jaderných genů její vnitřní skupinou (Hou et al. 2011, 2013).

### 3.2 Rozšíření a biogeografie sladkovodních blešivců

První různonožci pronikli do pevninských vod Pangey již v období triasu (před cca 250 miliony let) (Väinölä et al. 2008) a jednalo se pravděpodobně o skupiny Bogidiellida a Gammarida (Gammaridira a Crangonyctidira). Bogidiellida a Crangonyctidira obsadila především hypogeické vody, zatímco Gammaridira vody epigeické (Lowry & Myers 2013).

Explozivní radiace gammarioidních blešivců začala v povrchových vodách po rozpadu Pangey v období jury (před 146 – 200 miliony let) na území Laurasie a pokračovala dále v křídě (před 66 až 146 miliony let) a terciéru (před 2,6 -66 miliony let). V juře invadovala do pevninských podzemních vod také skupina Hadziidae (Lowry & Myers 2003; Hou et al. 2007; Hou et al. 2011; Lowry & Myers 2013; Hou et al. 2013).

Ze současné biogeografie sladkovodních blešivců lze alespoň odhadovat, ve kterých obdobích vývoje planety došlo k jejich kolonizacím pevninských vod. Skupina Crangonyctidira patří k pravděpodobně nejstarší linii, která vystoupila z moří do pevninských vod (Väinölä et al. 2008; Lowry & Myers 2013). Taxony těchto převážně podzemních blešivců lze nalézt na všech kontinentech. Evropský rod *Niphargus* (čeleď Niphargidae) je považován za jeden z reliktních pozůstatků skupiny Crangonyctidira, který přežil po rozpadu Pangey v podzemních vodách na území bývalé Laurasie dodnes (Lowry & Myers 2013; Englisch et al. 2003). Paradoxně se však další evropský rod z této skupiny, a to rod *Synurella* (čeleď Crangonyctidae) vyskytuje i ve vodách povrchových (Lowry & Myers 2003; Kornobis et al. 2011; Lowry & Myers 2013; Copilaș-Ciocianu et al. 2014)

Přibližně polovina taxonů sladkovodních blešivců obývá povrchové vody (Väinölä et al. 2008; Lowry & Myers 2013). Taxony sladkovodních (epigeických i hypogeických) blešivců se ze 70 % vyskytují v Palearktické oblasti, přičemž nejpočetnější zastoupení zde má čeleď Gammaridae. Samotný rod *Gammarus* obsahuje více než 200 popsáných druhů a druhových komplexů nejen v Palearktické oblasti, ale je rozšířen v celé Holarktické oblasti (Väinölä et al. 2008; Hou et al. 2011). Především pak *Gammarus lacustris* byl považován za celosvětově nejrozšířenější druh s areálem výskytu v cirkumboreální oblasti a dále i v oblasti Jižní Evropy a Střední Asie. Na základě molekulárních analýz však bylo zjištěno, že *Gammarus lacustris* není jeden druh, ale tvoří celý druhový komplex (Meyran & Taberlet 1998; Vainio & Väinölä 2003; Hou et al. 2011; Matafonov & Bazova 2014)

Početnost taxonů a druhů blešivců v Palearktické oblasti značně navyšují zástupci vyskytující se v povrchových vodách Pontokaspické oblasti a v jezeře Bajkal a také zástupci čeledí podzemních, jako jsou již zmiňované čeledi Niphargidae a Crangonyctidae (například

Barnard & Barnard 1983; Väinölä et al. 2008). Ve skutečnosti je jejich diverzita ještě mnohem větší, protože tu máme diverzifikované druhové komplexy, jejichž linie nejsou z větší části zatím popsány (například Vainio & Väinölä 2003; Weiss et al. 2014; Copilaș-Ciocianu 2013; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015).

Oproti tomu v Neotropické a Nearktické oblasti je největší zastoupení druhů z čeledi Hyalellidae a opět Crangonyctidae (Barnard & Barnard 1983; González 2003; Coleman & González 2006). V Australské a Afrotropické oblasti se blešivci vyskytují již mnohem menším zastoupením, které je tvořeno opět skupinou Crangonyctidira a dále čeledí Chiltonidae a Paramelitidae (Barnard & Williams 1995; Kornobis et al. 2011; Lowry & Myers 2013).

Do pevninských vod několikrát invadovala také skupina Talitrida (například rod *Floresorchestia*) (Serejo & Lowry 2008), již zmíněná Hadziida (*Hadzia*, *Weckelia*, *Brachina*) (Sawicki et al. 2005; Lowry & Myers 2013) a Corophiida (*Corophium*) (Schnabel et al. 2000; Chapman et al. 2002; Lowry & Myers 2003).

Zajímavé je, že do terestrického habitatu pronikla pouze jediná čeleď, Talitridae, která se kosmopolitně vyskytuje na pobřežních písčných plážích. Do této čeledi zařazujeme například rody *Africorchestia* či *Agilestia* (Fenwick & Webber 2008; Väinölä et al. 2008; Lowry & Myers 2013).

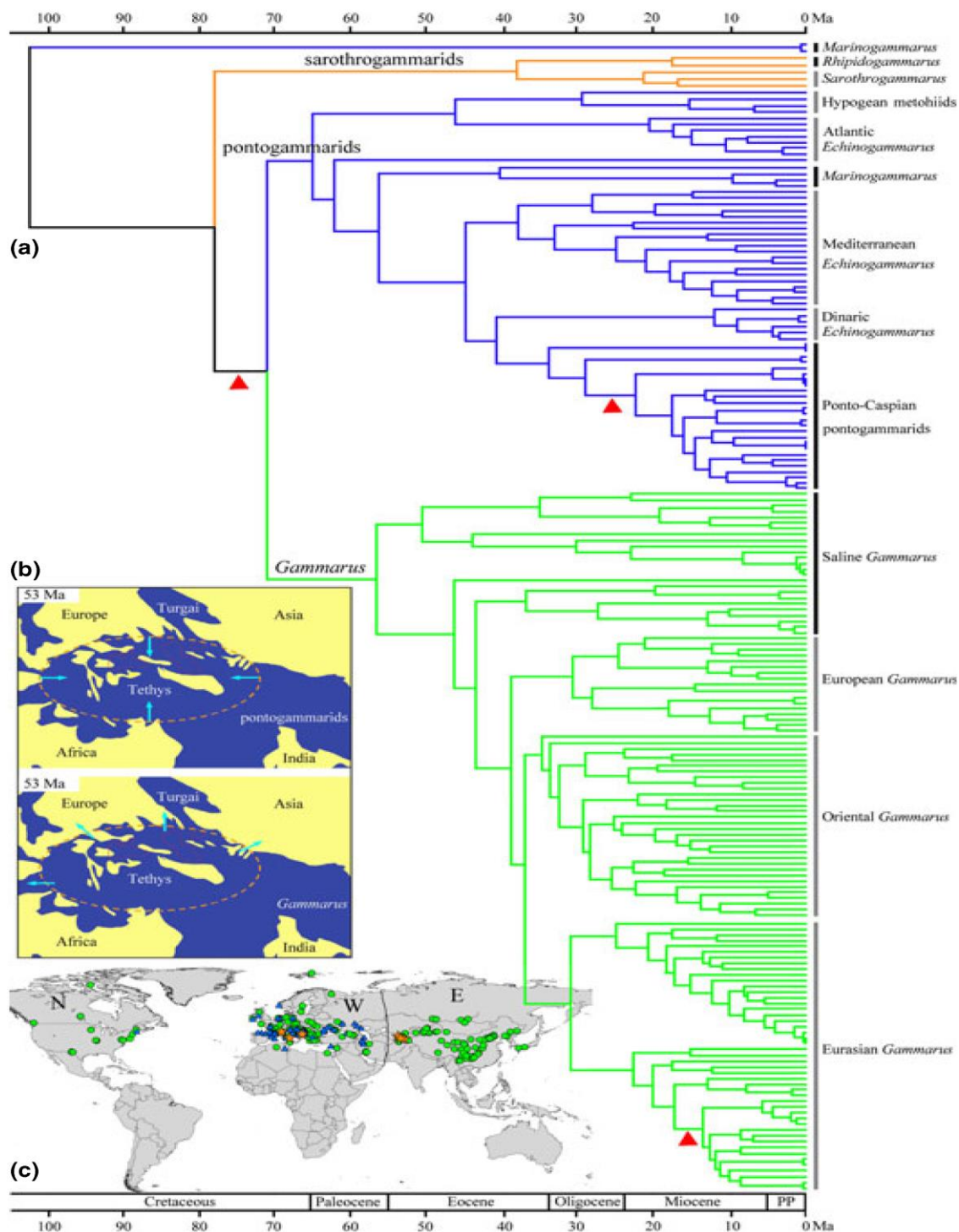
Mezi oblasti, kde se doposud intenzivně studovaly endemické druhů, zařazujeme jezera Bajkal, Ohrid a Titicaca, jihovýchodní Evropu, Pontokaspickou oblast, jižní Austrálii (včetně Tasmánie) a také severovýchodní oblast USA (Coleman & Gonzalez 2006; Väinölä et al. 2008; Hou et al. 2011; Copilaș-Ciocianu 2013; Wysocka et al. 2013; Wysocka et al. 2014; Weiss et al. 2014). Podrobné probádání jiných, doposud opomíjených oblastí, zřejmě přinese objevy dalších zatím nepopsaných endemických druhů.

#### 4 Počátek evolučního vývoje sladkovodních epigeických blešivců čeledi Gammaridae

V této kapitole se budeme zabývat fylogenezí čeledi Gammaridae, což je zřejmě nejstudovanější čeleď sladkovodních blešivců. Evoluční vývoj této skupiny je podpořen řadou molekulárních studií. Do studované oblasti byly z čeledi Gammaridae zahrnuty kromě samotného rodu *Gammarus* také například rody *Sarothrogammarus* a *Rhipidogammarus*, rody vyskytující se v Pontokaspické oblasti a v povodích Středomoří (viz podkapitola 5.3), a také druhy obývající povodí jezera Bajkal (viz podkapitola 5.1) (Hou et al. 2011; Hou et al. 2013). To ukazuje, že kladogram od Lowryho a Myerse (2013) není v pořádku, protože ti ve své studii právě taxony pontokaspických a bajkalských blešivců do čeledi Gammaridae nezahrnují. Pro zpřehlednění je na obr. 3 vyobrazen fylogenetický strom zástupců čeledi Gammaridae obývajících Holarktickou oblast, který je navíc vložen i na časovou osu.

Nejstarší fosilní nálezy blešivců rodu *Gammarus* jsou datovány na období pozdního oligocénu, nicméně čeleď Gammaridae se štěpila již před asi 78 miliony let (křída), kdy se od dávného mořského předka oddělila linie blešivců sarothrogammaridních (Hou et al. 2011). Zástupci rodů *Sarothrogammarus* a *Rhipidogammarus*, které tuto linii tvoří, jsou reliktní skupiny z eocénu a vyskytující se v pohoří Pamír ve střední Asii (Stock 1971; Hou et al. 2011). Sesterská linie se dále dělila (asi před 71 miliony let) a vznikla tak linie zahrnující pozdější rod *Gammarus* a linie zahrnující blešivce, kteří se dnes vyskytují především v Pontokaspické a Mediteránní oblasti (Hou et al. 2013). Rod *Gammarus* jako takový vznikl zřejmě před ca 60 miliony let (Hou et al. 2011). Pontogammaridní linie se odštěpila asi před 65 miliony let a později dochází ke vzniku dalších linií. Především se odštěpila pontokaspická linie zahrnující například rody *Pontogammarus*, *Dikerogammarus* před cca 34 miliony let a mediteránní linie zastoupená rodem *Echinogammarus* před cca 38 miliony let, jenž vznikl ve sladkovodních povodích této oblasti (Hou et al. 2013). Dřívější studie předpokládaly, že rod *Gammarus* obýval pevninská povodí tehdejšího kontinentu Laurasie, odkud se dále šířil (Barnard & Barnard 1983; MacDonald et al. 2005; Väinölä et al., 2008), ale novější výzkumy ukazují, že se vyvinul v oblasti západního Palearktu v oceánu Tethys právě během eocénu. Přibližně před 43 miliony let se začal šířit vnitrozemskými vodami přes celou oblast Eurasie (Hou et al. 2011). Kolize indické a asijské desky měla za následek výzdvih Tibetské plošiny (Hou et al. 2007), tím pádem se přerušilo spojení oblasti východní Asie s oceánem Tethys, což zapříčinilo oddělení orientální linie rodu *Gammarus*. Následovalo oddělení předků druhových komplexů *Gammarus lacustris* a *G. balcanicus* přibližně před 36 miliony let. Další diverzifikaci těchto dvou linií zřejmě výrazně ovlivnil výzdvih Turgajské plošiny (dnešní oblast Kazachstánu) přibližně před 29 miliony let. Evropská linie druhových komplexů

*Gammarus fossarum*, *G. pulex*, *G. komareki* a *G. roeseli* se odštěpila před ca 33 miliony let (Hou et al. 2007; Hou et al. 2011; Hou et al. 2013). Molekulární analýza také podporuje hypotézu, že blešivci v jezeře Bajkal jsou vnitřní skupinou Gammaridae, ač nebyla zahrnuta do fylogenetického stromu na obr. 3 (Hou et al. 2013).



Obr. 3. Fylogenetický strom gammaroidních blešivců vložený na časovou osu. Převzato z Hou et al. (2013). (a) Barvy vyznačují tři vzniklé linie a červené trojúhelníky označují nárůst diverzity. (b) Mapky ukazují, že pontogammaridní blešivci se diverzifikovali v oblasti oceánu Tethys a rod *Gammarus* expandoval s ústupem Tethys. (c) Barvy značek na mapě světa korespondují s barvami v kladogramu a ukazují geografickou distribuci hlavních linií v rámci čeledi Gammaridae.

## 5 Adaptivní radiace blešivců v jezerech

Stará jezera, případně jejich povodí, se stala místy, která blešivcům umožnila projít rychlými evolučními změnami souvisejícími s preferencí odlišných nik a tím i změnou stavby těla. Jezera mívají často velmi stabilní prostředí a dávají tak prostor adaptivním radiacím různých živočišných druhů (Schön & Martens 2004). Historie každého jezera se liší a je často těžko rozřešitelnou otázkou, zda radiace probíhaly přímo v jezerech, či i (nebo zejména) v jejich přítocích. Adaptivní radiace blešivců byly studovány především v jezerech Bajkal a Ohrid (linie gammaroidních blešivců) (například Kamaltynov 1999a; Sherbakov et al. 1999; Takhteev 2000; Wysocka et al. 2013; Wysocka et al. 2014), dále pak v jezeře Titicaca (rod *Hyaella*) (Coleman & Gonzalez 2006) a čínském jezeře Fuxian Hu (rod *Anisogammarus*) (Sket & Fišer 2009). Kromě adaptivních radiací ve sladkovodních jezerech je velice zajímavá také Pontokaspická oblast, která bude do této kapitoly též zahrnuta, ač je v této oblasti patrná značná variabilita v salinitě jednotlivých povodí, která i historicky hodně kolísala.

### 5.1 Jezero Bajkal

Samotné jezero Bajkal vzniklo geotektonickou depresí přibližně před 27 miliony let (oligocén), ale soustava menších jezer a mokřadů se v této oblasti vyskytovala již před 70 miliony let (paleocén) (Mats 2000). Jezero se vyskytuje v oblasti Sibiře na hranici dvou tektonických desek. Je to nejstarší a zároveň nejhlubší jezero na světě a je v něm obsažena až jedna pětina zásob povrchové sladké vody na Zemi.

V jezeře Bajkal se vyskytuje na 265 druhů blešivců, jejichž morfologie i ekologické nároky se velice liší, a kteří tuto oblasti osídlili během dvou nezávislých kolonizací. Prostor pro radiaci a kolonizaci vznikl především na konci miocénu, kdy se jezero výrazně prohloubilo a ochladilo. Zatím se přesně neví, zda je takto vysoká diverzita blešivců v tomto jezeře způsobená právě dramatickou klimatickou změnou v miocénu, díky které mohla nastat tak významná radiace druhů a která také vytvořila prostor pro další kolonizaci, či zda je to výsledek kumulace diverzity v průběhu celých 70 milionů let (Kamaltynov 1999b; Mats 2000; MacDonald et al. 2005).

Kamaltynov (1999b) rozdělil se své studii bajkalské taxony z nadčeledi Gammaroidea na 4 hlavní čeledi. Nejpočetnější a ryze endemickou čeledí jsou Acanthogammaridae, jejíž druhy se vyznačují značnou morfologickou variabilitou. Nalezneme zde druhy s hladkým tělem, prodlouženými anténami, pereopody a dominantním prvním párem gnathopod, tak i druhy s tělem pokrytým obrněnými výstupky (Kamaltynov 1999b.; MacDonald et al. 2005).

Micruropodidae tvoří druhou významnou čeleď bajkalských blešivců. Zástupci této čeledi jsou naopak velice malí, se zkrácenými anténami a pereopody, což jim umožňuje žít v bentosu (MacDonald et al. 2005).

Třetí čeleď Macrohectopidae obsahuje velice bizarní druh *Macrohectopus branickii*. Morfologická stavba těla tohoto druhu blešivce mu umožňuje pohyb v pelagické zóně (Kamaltynov 1999b). Výzkum z roku 2005 však ukazuje, že čeleď Micruropodidae je pravděpodobně parafyletická skupina a tato čeleď Macrohectopidae je její součástí (MacDonald et al. 2005). Navíc byl prokázán blízký vztah celé čeledi Micruropodidae nejprve s *Gammarus pulex* (Sherbakov 1999) a nověji s *Gammarus lacustris*, což je vidět na obr. 4 (MacDonald et al. 2005).

Čtvrtá čeleď Pachyschesidae zahrnuje druhy, z nichž někteří jsou komenzálové a někteří dokonce parazitují v marsupiu (váček, ve kterém nosí samičky vajíčka) větších různonožců (Takhteev 2000).

MacDonald et al. (2005) předpokládají, že tamější blešivci tvoří polyfyletickou skupinu, složenou z linií Acanthogammaridae a Micruropodidae (pro přehlednost viz obr. 4). Bohužel do své studie nezahrnuli čeleď Pachyschesidae, jejich výsledky tedy nemusí být posledním slovem ve výzkumu tamější fauny. Také předpokládají, že tyto dvě linie invadovaly do jezera Bajkal během dvou nezávislých invazí. Předek skupiny Micruropodidae pravděpodobně pocházel z předchůdce druhového komplexu *Gammarus lacustris* a předek skupiny Acanthogammaridae pak zřejmě pocházel z jiné linie v rámci linie rodu *Gammarus*. Zatím poslední molekulární studie vyvozují stejné závěry (Hou et al. 2011, 2013). Právě s ohledem na výsledky studií z let 2005, 2011 a 2013 lze říci, že tato velká taxonomická, ekologická i morfologická diverzita v jezeře Bajkal je výsledkem radiace v rámci jinak hodně homogenní skupiny gammaroidních blešivců (MacDonald et al. 2005; Hou et al. 2011, 2013).





Obr. 4 Kladogram linií blešivců v jezeře Bajkal vytvořený na základě molekulárních a morfologických dat. Ve žlutě vyznačeném poli jsou zástupci Micropodidae a v růžovém poli jsou zástupci Acanthogammaridae. Převzato a upraveno z MacDonald et al. (2005).



## 5.2 Ohridské jezero

Stáří jezera Ohrid bylo ještě před několika lety odhadováno na 3 až 4 miliony (Wagner & Wilke 2011), avšak novější studie uvádějí i hodnoty nižší (nejméně 1,2 milionů let (Wagner et al. 2014), anebo přibližně 2 miliony let (Lindhorst et al. 2015). Podmínky, které zde nastaly asi před dvěma až třemi miliony let a před necelým milionem let (fluktuace hladiny v pleistocénu), umožnily radiaci místních druhů blešivců v rámci rodu *Gammarus*, který je tedy monofyletickou skupinu (Wysocka et al. 2013).

V jezeře Ohrid se vyskytuje 10 druhů blešivců, z nichž 8 druhů jsou endemiti tohoto jezera odlišující se především v preferenci rozdílných hloubkových zón jezera (Wysocka et al. 2013). Všechny druhy byly popsány jako součásti druhového komplexu *Gammarus ochridensis* (Karaman & Pinkster 1987). Jedná se o monofyletickou linii zahrnující druhy *Gammarus solidus*, *G. salemaai*, *G. ochridensis*, *G. parechiniformis*, *G. lychnidensis*, *G. stankokaramano* a dva další nepopsané druhy. V přítocích se vyskytuje také druh *Gammarus sketi*, který je sesterským taxonem těmto endemickým druhům. *G. sketi* se odštěpil přibližně před pěti až sedmi miliony let (Wysocka et al. 2013).

Podle Karamana a Pinkstera (1987) jsou druhy žijící v jezeře Ohrid zařazovány na základě morfologických podobností do širšího druhového komplexu *Gammarus balcanicus*. V recentní studii (Wysocka et al. 2014) byla tato hypotéza podpořena molekulární analýzou a bylo skutečně prokázáno, že k diverzifikaci komplexu *G. balcanicus* došlo především v období před 9 až 18 miliony let během mohutné orogeneze Balkánského poloostrova. Linie blešivců vyskytující se v jezeře Ohrid se odštěpila přibližně před 8 miliony let po výzdvihu Helenid (Albánsko-řecké horské soustavy), přičemž v jezeře došlo k minimálně dvěma radiacím (Wysocka et al. 2013; Wysocka et al. 2014). První radiace nastala přibližně před 2 až 3 miliony let, při vzniku jezera (tedy pokud by platil odhad stáří vzniku jezera podle studie Wysocka et al. (2013)). K další vlně diverzifikací docházelo v období pleistocenních zalednění, kdy se během snížení hladiny jezera musely například již vzniklé linie stáhnout z litorálu do hlubších částí jezera, anebo zůstaly mnohé populace izolovány v okolních přítocích. Vznik takovýchto izolovaných populací pak vedl k nárůstu genetické variability například v případě *G. parechiniformis* a *G. salemaai* (Wysocka et al. 2013, 2014).

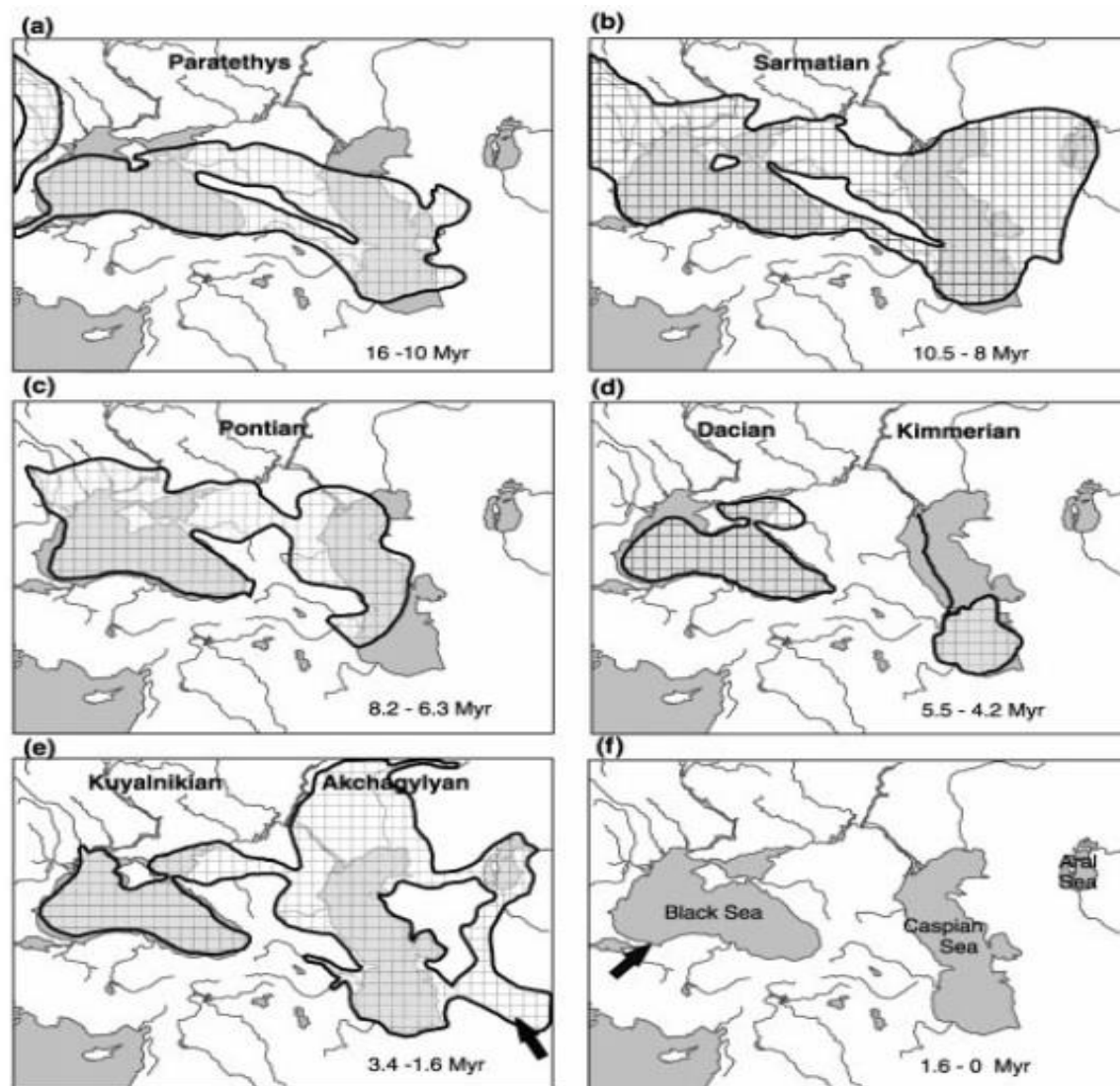
### 5.3 Pontokaspická oblast

Z pohledu velké diverzifikace a speciace druhů blešivců v této oblasti je podle mého názoru velmi vhodné zařadit ji do této kapitoly, ač se jedná o kolonizaci brakických vod. Oblast zformovanou asi před 6 miliony lety z oceánu Paratethys (Dumont 1998) tvoří dnešní povodí Černého a Azovského moře a Kaspického a Aralského jezera.

Pontokaspická oblast je obývána především rody *Dikerogammarus*, *Echinogammarus*, *Obesogammarus* a *Pontogammarus*, jejichž zástupci vytváří přibližně 70 druhů (Cristescu & Hebert 2005). Monofyletická evoluční linie, do níž tyto rody patří (Cristescu & Hebert 2005), vznikla přibližně před 71 miliony let (Hou et al. 2013).

Barnard a Barnard (1983) předpokládali na základě morfologických znaků, že rod *Echinogammarus* je součástí bazální linie, ze které se oddělil rod *Dikerogammarus*, který je považován za sesterskou linii rodům *Obesogammarus* a *Pontogammarus*. Předpokládané stáří pontokaspických rodů je odhadováno na 8 – 16 milionů let, což je období vzniku místních povodí (Cristescu & Hebert 2005). Období vývoje této oblasti se dělí na tři hlavní periody, nazývané sarmatská, panonská, pontická (pozdní miocén) a dácká (pliocén) perioda. Povodí prvních třech jmenovaných obsahovalo vodu brakickou a v dácké periodě bylo téměř sladkovodní (Cristescu et al. 2003).

Hlavními příčinami vzniku diverzifikací a speciací byla opakovaná oddělení (4 – 5 milionu let) a spojení (pleistocén) povodí vyobrazených na obr. 5. V období kimmerianu (4,2 – 5,5 milionů let) poklesla významně hladina v kaspickém povodí. Následně, v období akchagylianu (1,6 – 3,4 miliony let), se hladina opět začala zvedat po průniku mořské vody z Perského zálivu (Zenkevich 1963 podle Cristescu et al. 2003), což mělo za následek extinkci místní fauny. Naopak povodí Černého moře bylo ovlivněno pleistocenními interglaciály, kdy hladina vody stoupala, k tomu se přidaly ještě tektonické pohyby a byl tak umožněn průnik vody ze Středomoří. Tamější fauna byla nahrazena mediteránní faunou, podlehla extinkci, nebo se musela stáhnout do vyšších částí řek v povodí (Wall & Dale 1974 podle Cristescu et al. 2003). Právě okolní řeky, jejich ústí a laguny v okolí posloužily jako dobrá refugia, kde v rámci prostorově oddělených populací probíhaly převážně alopatrické speciace, zatímco v hlavních plochách moří a jezer v povodí podléhaly populace extinkci (Cristescu et al. 2003).



Obr. 5 Mapy vyobrazují vývoj fragmentace povodí oceánu Paratethys. Převzato z Cristescu et al. (2003). (a) střední miocén, (b) a (c) pozdní miocén, (d) a (e) pliocén a (f) pleistocén. Čtverečkovaná oblast vyznačuje vodní plochy a šipky na mapkách (e) a (f) značí místa opětovných spojení se světovými oceány.

Nejrozšířenějším druhovým komplexem blešivců Pontokaspické oblasti je *Pontogammarus maeoticus*, který se dělí na 3 monofyletické linie v Černém, Azovském moři a Kaspickém jezeře (Cristescu & Hebert 2005). Je zajímavé, že větší příbuznost byla nalezena mezi liniemi Azovského moře a Kaspického jezera. Geologických příčin vzniku těchto linií je zřejmě více. Od vzniku pohoří na hranici miocénu a pliocénu, která formovala Černé moře, přes zmíněnou akchagylianskou transgresi Kaspického moře před 1,6 – 3,4 miliony let, či pleistocenní vznik pásebného pohoří mezi Černým a Azovským mořem (Zenkevich 1963; Degens & Paluska 1979 podle Cristescu & Hebert 2005). Roli též mohly hrát rozdíly

v abiotických podmínkách, kdy Azovské moře a Kaspické jezero měly vyšší salinitu než moře Černé (Barnard & Barnard 1983).

Ráda bych také zmínila, že všechny rody vyskytující se v této oblasti v recentní době velice dobře invadují do Evropy vodními kanály a řekami, kolonizují i moře v severních oblastech Evropy (např. Severní a Baltské moře) a následně se šíří balastní vodou například do povodí Severní Ameriky. Velice úspěšně se tedy adaptují na sladkovodní prostředí i moře s nižší salinitou (například Bij de Vaate et al. 2002; Devin et al. 2004; Cristescu et al. 2004; Berezina 2007; Gallardo & Aldridge 2012).

## **6 Diverzifikace druhových komplexů *Gammarus fossarum* a *Gammarus balcanicus***

Popis diverzifikace těchto dvou druhových komplexů zařazují do společně kapitoly, jelikož oba vznikly v oblasti oceánu Tethys již v období eocénu (Hou et al. 2011, 2013) a jejich areály se do určité míry překrývají. Oba tyto druhové komplexy oplývají v Evropě velkou genetickou variabilitou, která nebyla doposud komplexně prostudována. Především pak v oblasti jihovýchodní Evropy bylo nalezeno velké množství linií vyskytujících se často v menších izolovaných oblastech (Hou et al. 2007, 2013; Copilaș-Ciocianu 2013; Weiss et al. 2014; Wysocka et al. 2014; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015).

### **6.1 Druhový komplex *Gammarus fossarum* (blešivec potoční)**

Druhový komplex *Gammarus fossarum* vznikl v oligocénu (asi před 33 miliony let) v oblasti oceánu Tethys a již před 21 miliony let v raném miocénu se začaly linie rozrůžňovat (Hou et al. 2011; Hou et al. 2013). Podle Karamana a Pinkstera (1977) je druhový komplex *Gammarus fossarum* zařazován do morfospecifické skupiny *Gammarus pulex*. Barnard a Barnard (1983) uvádějí, že blešivec potoční, jak zní jeho český název, je nejhojnější druh vyskytující se napříč Evropou. Dnes ale víme, že *Gammarus fossarum* není jen druh, ale celý druhový komplex, vyskytující se opravdu téměř v celé Evropě. Studium tohoto komplexu je v posledních letech zaměřeno především na oblast jihovýchodní Evropy, kde byla zjištěna výrazná genetická variabilita (Weiss et al. 2014; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015).

Dřívější studie se zaměřovaly pouze na středo-západoevropské areály výskytu, kde byly vyčleněny tři základní linie A, B a C (Siegismund 1988; Siegismund & Müller 1991; Müller 2000). Linie A (*Gammarus fossarum* v úzkém smyslu) s typovou lokalitou v oblasti Regensburgu tvoří populace na východ od Rýna, který je považován za sekundární kontaktní hranici těchto třech linií. Linie B a C se naopak vyskytují na západ od této hranice. Genetická

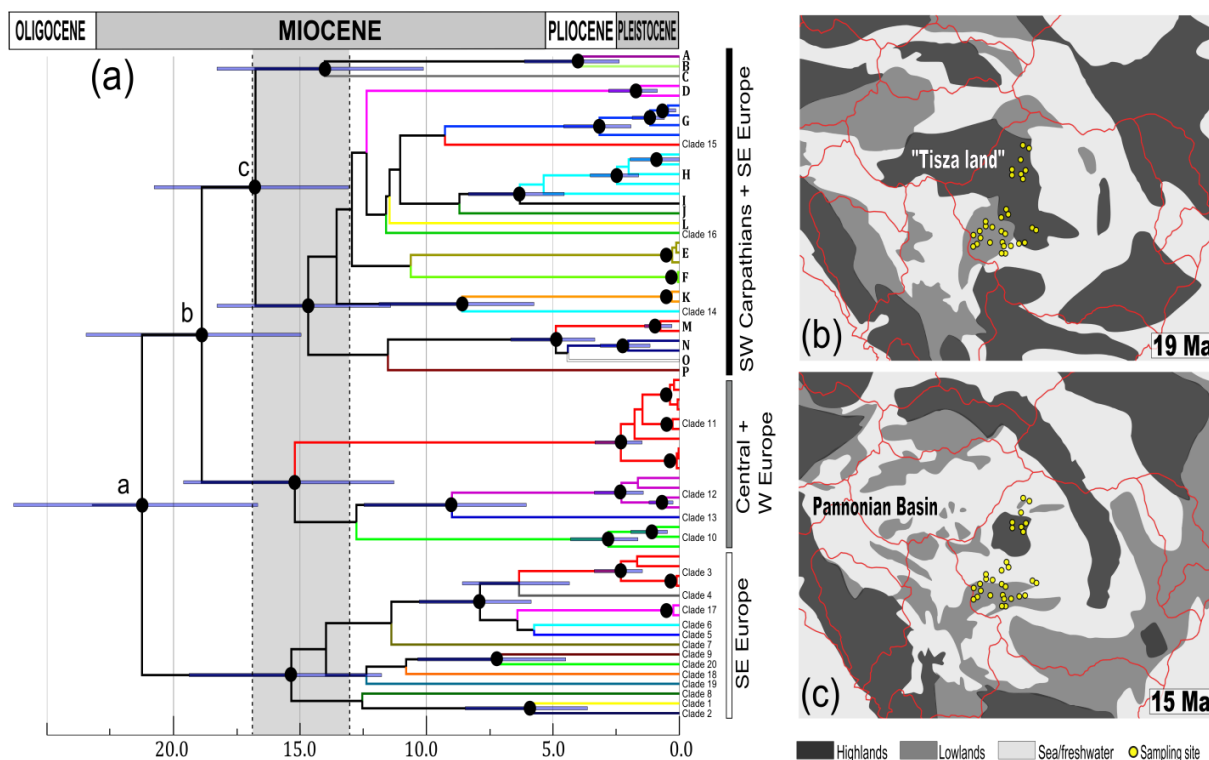
variabilita mezi těmito liniemi se vytvořila především v pleistocénu, kdy populace přebývaly v odlišných refugiích (Siegismund & Müller 1991; Müller 1998; Müller 2000; Westram et al. 2011).

Podle studie Weiss et al. (2014) je centrum diverzity blešivců druhového komplexu *Gammarus fossarum* v jihovýchodní Evropě. Navíc v nejnovější studii z naší katedry ukazují autoři na množství mikroendemických linií v oddělených částech areálů v Karpatech (Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015). Podle současných znalostí o druhovém komplexu *Gammarus fossarum* (viz obr. 6), které jsou zatím zcela jistě nekompletní, jsou platné tři dříve popsané západostředoevropské linie, dále bylo popsáno nejméně 23 linií v jihovýchodní Evropě a na Balkánském poloostrově a navíc bylo objeveno velké množství linií napříč pohořím Karpat. Právě v rumunských jihozápadních Karpatech a pohoří Apuseni existuje řada malých geograficky oddělených areálů s výskytem velkého množství endemických linií (Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015). Navíc se v severní oblasti Karpat vyskytují i velice bazální linie v rámci tohoto druhového komplexu. Toto zjištění vede k myšlence, že populace těchto bazálních linií mohly přežívat pleistocenní glaciály také v refugiích v této oblasti (Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015). Navíc výsledky pilotní analýzy z oblastí Českého masívu a rozhraní Západních Karpat ukazují na další areály s výskytem bazálních populací (nepublikovaná práce, na které spolupracují Copilaș-Ciocianu, Pařil a Petrusek).

Z výsledků nejnovější studie zprehledněných na obr. 7 vyplývá, že linie z oblastí jihozápadních Karpat, jihovýchodní Evropy a linie z oblastí střední a západní Evropy se oddělily asi před 19 miliony let v tehdejší pohoří nazývaném „Tisza“ (Popov et al. 2004; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015). Bazální severokarpatská linie se separovala již před asi 16,8 miliony let. Linie ze střední a západní Evropy se štěpily v rozmezí 9 až 15 milionů let a jihoevropská linie v rozmezí 2,3 až 15 milionů let. Velkým hybatelem vzniku značné variability tohoto druhového komplexu byla rozsáhlá geomorfologická proměna Karpat mezi 10 až 16,8 miliony let (Müller 2000; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015).







Obr. 7 (a) Chronogram diverzifikace druhového komplexu *Gammarus fossarum*. Vyobrazení map vývoje Karpat před 19 miliony let (b) a před 15 miliony let (c). Žlutá kolečka v mapách vyznačují dnešní areály výskytu. Převzato z Copilaș-Ciocianu & Petrusek (2015).

## 6.2 Druhový komplex *Gammarus balcanicus*

Druhový komplex *Gammarus balcanicus*, jehož linie vznikla na pomezí eocénu a oligocénu (cca 36 milionů let), je široce rozšířený v oblastech jihovýchodní Evropy a Malé Asie (Barnard & Barnard 1983; Hou et al. 2011; Copilaș-Ciocianu 2013; Wysocka et al. 2014; Copilaș-Ciocianu et al. 2014). Důvodem kolonizace sladkých vod byla možná salinitní krize v centrální části oceánu Paratethys (střední miocén – období před 15 mil. let), kdy hypersalinní podmínky vyhnaly různonožce do pevninských vod (Rögl 1997 podle Copilaș-Ciocianu 2013). Další důležitou změnu umožňující nárůst diverzity blešivců tohoto komplexu představoval přechod k chladnějšímu klimatu v období středního miocénu (před cca 14 miliony let) (Zachos et al. 2001 podle Copilaș-Ciocianu 2013). Velký význam také měly postupné orogenní činnosti v oblasti dnešní jihovýchodní Evropy a na celém Balkánském poloostrově, díky kterým docházelo k nárůstu diverzity v rámci tohoto druhového komplexu (Wysocka et al. 2014).

Ve středním miocénu tvořily Karpaty poloostrov s větší či menší izolací od centrální části oceánu Paratethys, kde navíc vznikly i izolované ostrůvky. Vytvoření těchto oddělených menších oddělených areálů mělo zásadní vliv na diverzifikaci dvou linií tohoto komplexu, kdy linie komplexu rozšířená od Rumunska po Západní Karpaty (Slovensko) kolonizovala sladké vody. V pozdním miocénu kolonizuje sladké vody i druhá linie *G. b. dacicus* (Popov et

al. 2004; Copilaș-Ciocianu 2013). Když během Messinské salinitní krize (7 – 8,5 milionů let) poklesla hladina moře, vytvořila se pevninská sladkovodní povodí a vznikla tak možnost pro kolonizaci těchto nových oblastí linií *G. b. dacicus* (Popov et al. 2004; Kováč et al. 1993; Rögl 1998, podle Copilaș-Ciocianu 2013). Glaciace pravděpodobně neměly příliš významný vliv na diverzifikaci tohoto komplexu v tekoucích vodách Balkánského poloostrova. Ovlivnily však diverzifikaci endemických druhů blešivců z jezera Ohrid, jejichž linie pochází právě z tohoto komplexu (Wysocka et al. 2013; Copilaș-Ciocianu 2013; Wysocka et al. 2014).

## 7 Preglaciální a postglaciální kolonizace

Po konci pleistocenních glaciálů, kdy se masivy pevninských ledovců stahovaly směrem k severu, nastalo období, kdy i několik druhů blešivců začalo expandovat do neosídlených habitatů. Mezi takové blešivce můžeme zařadit *Gammarus lacustris* (cirkumboreální rozšíření), *G. tigrinus* (východní pobřeží USA) a *G. duebeni* (pevninské vody Britských ostrovů a Bretaně) (Vainio & Väinölä 2003; Kelly et al. 2006; Krebs et al. 2010).

V postglaciálním období se šířil po Evropě i druhový komplex *G. fossarum* z jižních refugií (například Siegismund & Müller 1991; Müller 2000; Westram et al. 2011). Také *G. pulex* opustil jihoevropská refugia a expandoval i na Britské ostrovy dříve, než bylo přerušeno spojení s pevninou Evropy (Pinkster et al. 1970). Období glaciálu samozřejmě ovlivnily i oblasti jižní polokoule, což dokazuje podkapitola o vývoji rodů *Phreatogammarus*, *Paracalliope* a *Paraleptamhopus* z Nového Zélandu popisující období glaciací jako významný faktor ovlivňující jejich diverzitu (Sutherland 2006).

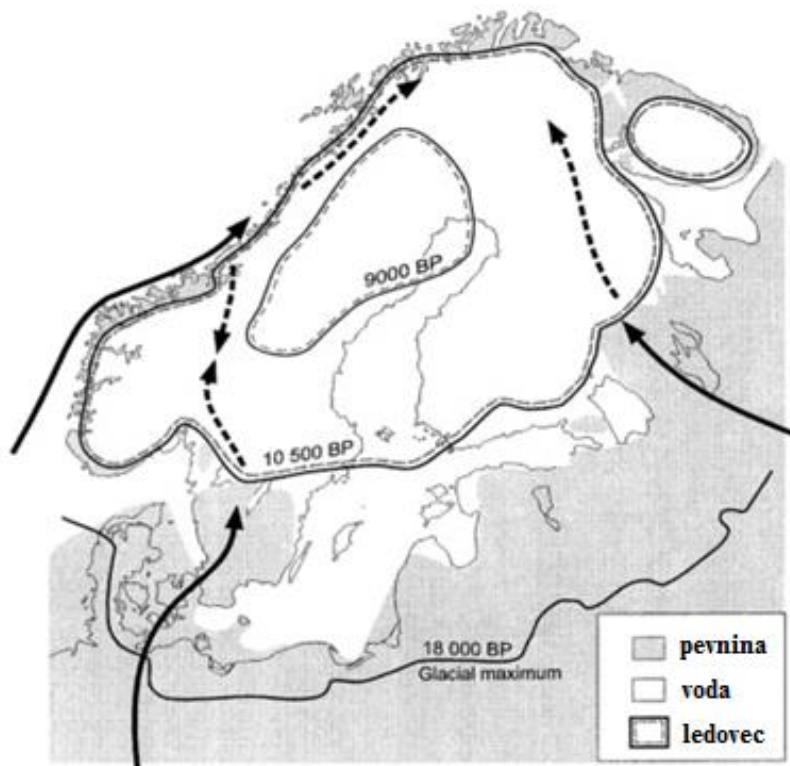
### 7.1 Druhový komplex *Gammarus lacustris* (blešivec jezerní)

*Gammarus lacustris* (pod českým názvem znám jako blešivec jezerní) je druhový komplex hojně rozšířený napříč Evropou a Asií (Hou et al. 2011). Tato linie je pravděpodobným předchůdcem blešivců skupiny Micropodidae v jezeře Bajkal (MacDonald et al. 2005). Druhový komplex se však stal především předmětem několika studií zaměřených na diverzitu, jak v alpských refugiích (Meyran & Taberlet 1998), tak i v oblasti Skandinávie a Sibíře (například Vainio & Väinölä 2003; Matafonov 2007; Matafonov & Bazova 2014). V souvislosti se studiemi tohoto druhového komplexu také vznikly hypotézy o šíření blešivců do nových lokalit vodním ptactvem, a to především kachnami, protože blešivci by se jen těžko dokázali sami rozšířit do vysokohorských jezer v Alpách či do izolovaných oblastí ve Skandinávii (Meyran & Taberlet 1998; Vainio & Väinölä 2003).



Populace ve francouzských Alpách tvoří dvě hlavní linie vyskytující se v jezerech na severní a jižní části tohoto pohoří, v závislosti na odlišných kolonizačních cestách. Pomyslnou hranicí je jezero ležící poblíž města Briançon. Severní cesta vedla povodím řek Rhône a Isère a jižní cesta povodím řek Durance a Var (Meyran & Taberlet 1998). Populace osidluje vysokohorská jezírka, která vznikala před přibližně 10 000 lety, tedy po poslední době ledové (Couteaux 1983 podle Meyran & Taberlet 1998). Jezera tvoří často izolované habitáty, což vede k následné odlišné genetické variabilitě (Meyran & Taberlet 1998).

Podobně jako v Alpách, tak i do Skandinávie *Gammarus lacustris* expandoval dvěma kolonizačními cestami z Evropy (jižní cesta) a jednou cestou ze Sibiře (severní cesta). Pravděpodobné směry kolonizace jsou vyznačeny na obr. 8. Oddělení jižní a severní linie bylo datováno na přibližném odhadem na 3 miliony let pouze na základě výsledku hodnoty genetické vzdálenosti studovaných alel a následným porovnáním této hodnoty s hodnotami zjištěných studiemi zaměřenými na jiné koryše. To znamená, že v severní části Norska, kde je sekundární kontaktní zóna, se obě linie zřejmě setkaly v postglaciálním období po velice dlouhé době (Vainio & Väinölä 2003). Otázka dvou kolonizačních cest z Evropy není dosud vyřešena, nicméně západní cesta podél západního pobřeží Norska vznikla zřejmě dříve než kolonizační cesta, která vedla přes spojení Dánska a Švédska. Toto spojení existovalo ještě před 8 500 lety a je patrné na obr. 8 (Vainio & Väinölä 2003).



Obr. 8 Mapka upravená podle Vainio & Väinölä (2003) vyobrazuje ústup pevninského ledovce po posledním glaciálu. Šipky ukazují pravděpodobné směry kolonizace *Gammarus lacustris*, 2 plné čáry na levé straně značí jižní cestu z Evropy, plná čára na pravé straně značí severní cestu ze Sibíře a přerušované čáry značí možné směry kolonizace k oblastem sekundárních kontaktních zón těmito liniemi.

## 7.2 *Gammarus tigrinus* a *G. duebeni*

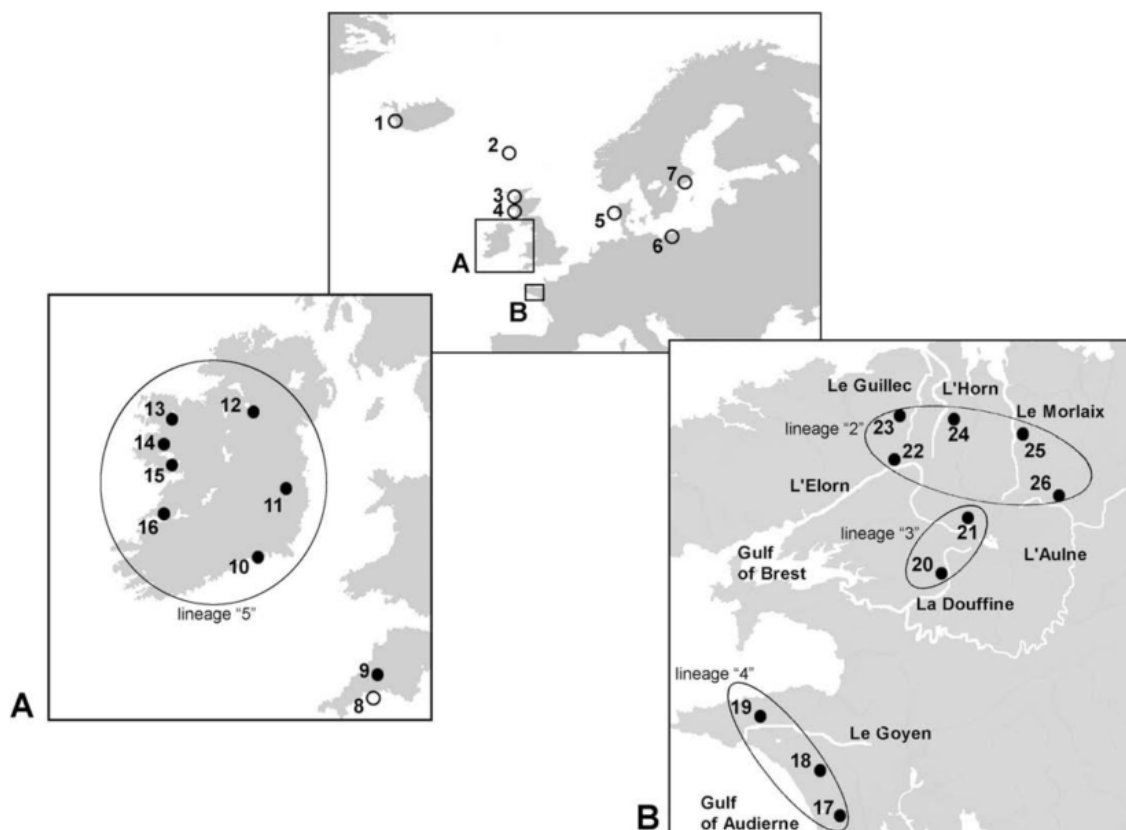
Zásadním pojítkem mezi těmito druhovými komplexy je fakt, že oba se dokáží přizpůsobit různým mírám salinity, a tak mohou žít jak v litorálních přílivových zónách na západním i východním pobřeží severního Atlantiku, tak i dále proti proudu řek, které v těchto oblastech do Atlantiku ústí (Kelly et al. 2006; Rock et al. 2007; Krebs et al. 2010).

Oba dva druhové komplexy diverzifikovaly především v pleistocénu, kdy velkou roli opět sehrály glaciace a deglaciace (Kelly et al. 2006). Prvotní rozdělení druhového komplexu *G. tigrinus*, jehož areál výskytu je především na východním pobřeží Severní Ameriky, však nastalo již ve středním pliocénu (4,4 – 6 milionů let), kdy se oddělily severní a jižní linie. Jižní linie dále divergovala na hranici pliocénu a pleistocénu, ale zajímavější z pohledu působení glaciací byla diverzifikace severní linie, kde nové linie vznikaly v rozmezí 60 000 let až 1,55 milionu let. Předpoklad, že by míra genetické odlišnosti závisela na latitudě areálů, nebyl potvrzen, protože i v severněji položených estuárech, které měly být v období pleistocenních glaciálů zamrzlé, došlo k diverzifikaci druhového komplexu *G. tigrinus*. Klíčovým faktorem byla tedy především fragmentace areálů (Kelly et al. 2006). Recentně tento komplex invaduje s balastní vodou do Evropy (například Daunys & Zettler 2006; Packalén et al. 2008).

*Gammarus duebeni* je druhový komplex vyskytující se v severních oblastech Atlantiku a jeho mořské linie se vyskytují v litorálních zónách na západních i východních pobřeží tohoto oceánu. Zatímco *G. tigrinus* snáší oligo až mesohalinní vody (o salinitě do 18 ‰) (Kelly et al. 2006), *G. duebeni* je i ve vodách mořských, tedy euhalinních (až do 40 ‰) (Pinkster et al. 1970). Není tedy zřejmě možné, aby se populace *G. tigrinus* přesouvaly čistě mořskou (euhalinní) vodou z jednoho estuáru do dalších (Kelly et al. 2006).

Ve sladkých vodách byl komplex *G. duebeni* zaznamenán v západní Evropě, především na Britských ostrovech a ve francouzské Bretani. Rock et al. (2007) odlišili mořskou a sladkovodní linii, a také předpokládali, že oblast západní Británie představuje sekundární kontaktní zónu těchto dvou linií. V zatím poslední studii Krebs et al. (2010) však s tímto závěrem úplně nesouhlasí a tvrdí, že celý komplex je mnohem rozmanitější. Na Britských ostrovech a Bretaňském poloostrově se vyskytuje 5 alopaticky oddělených sladkovodních linií, které jsou vyznačeny na obr. 9. Irská linie „5“ může být nazvána *Gammarus duebeni celticus* a je považována za nejstarší oddělenou linii (starou 1,8 – 2,9 milionů let). Ostatní linie vznikaly až během období glaciálů a interglaciálů, přičemž linie „2“ se oddělila jako poslední z linie „1“ během posledního glaciálního maxima před 18 000 – 25 000 lety. Linie „1“ je považována za původní, protože zahrnuje mořské populace, tedy až na výjimečnou sladkovodní populaci vyskytující se v Cornwallu. Na obr. 9 ji značí v okně A číslo 9. Podle studie z roku 2010 lze pouze tuto původní linii „1“ a Bretaňskou linii „4“ nazvat jako *Gammarus duebeni duebeni* (Krebs et al. 2010).

K osídlení pevninských vod čtyřmi liniemi došlo podle Pinkstera et al. (1970) během glaciálů, kdy se vytvářela periglaciální ledovcová jezera, ve kterých vznikla brakická voda při kontaktu s vodou mořskou. V těchto jezerech se mohly populace tohoto blešivce adaptovat na nižší salinitu a v období interglaciálů, kdy se opět vytvořily i vnitrozemské vody, lehce vnikly do sladkých vod. Druhový komplex *Gammarus duebeni* je tedy dobrým příkladem opakované kolonizace blešivců z mořského prostředí do vnitrozemských vod.



Obr. 9 Mapa výskytu pěti fylogeneticky odlišných sladkovodních linií druhového komplexu *Gammarus duebeni*. Prázdná kolečka označená čísly 1 až 8 popisují mořské populace linie „1“, k níž patří i plné kolečko s číslem 9 patřící sladkovodní populaci. Plná kolečka jsou sladkovodní populace, navíc jsou rozřazena do linií „2“, „3“, „4“ a „5“. Převzato z Krebes et al. (2010).

## 8 Diverzita blešivců na jižní polokouli

Komplexnější přehled evolučního vývoje čeledí sladkovodních blešivců vyjma čeledi Gammaridae zatím bohužel nebyl předmětem tolika studií, a tak zde pouze popíšeme modelové skupiny obývající převážně oblasti jižní polokoule.

Jak již bylo v kapitole o fylogenezi psáno, na jižní polokouli není biodiverzita sladkovodních epigeických blešivců tak vysoká jako na polokouli severní. Poměrně velké zastoupení zde mají hypogeické formy, které pravděpodobně spojuje společný původ na dávném kontinentu Gondwana, což dokazují výskyty například čeledí Bogidiellidae, Paracorophiini, Paracrangonyctidae, Mesogammaridae, Phreatogammaridae v Jižní Americe a Africe, Austrálii a na Novém Zélandu (například Barnard & Williams 1995; Sutherland 2006; Väinölä et al. 2008).

## 8.1 Rod *Hyaella*

Rod *Hyaella*, patřící do čeledi Hyalellidae, tvoří ojedinělou skupinu sladkovodních, epigeických blešivců na území nejen Jižní, ale i Severní Ameriky, kde se stal velice úspěšným kolonizátorem tamějších vod (Väinölä et al. 2008; Fišer et al. 2013). Tento rod je úzce příbuzný s rodem *Chiltonia* (Serejo 2004), který se vyskytuje v oblasti jižní Afriky, dále v Austrálii a na Novém Zélandu (Barnard & Barnard 1983; Barnard & Williams 1995; Lowry & Myers 2013). Vzhledem k tomu, že jsou zástupci tohoto rodu rozptýleni pouze v Severní a Jižní Americe, platí předpoklad, že se zde vyvinul až po oddělení Jižní Ameriky od Gondwany. Jsou známy výskyty populací napříč Chile, Brazílií a Peru a především došlo v rámci tohoto rodu k výrazné radiaci v jezeře Titicaca (González & Watling 2002; González 2003; González et al. 2006; Coleman & Gonzalez 2006).

Druhový komplex *Hyaella azteca* je popisován jako nejrozšířenější sladkovodní různonožec vyskytující se napříč Severní i Jižní Amerikou, proto mu také bylo věnováno několik studií (např. Witt & Hebert 2000; Wellborn et al. 2005). Vznik tohoto komplexu, složeného z nejméně sedmi linií, se datuje na období středního miocénu (cca před 11 miliony let) (Witt & Hebert 2000). Do Severní Ameriky expandoval v pliocénu před 3 – 4 miliony let (Wellborn et al. 2005). Na diverzifikaci tohoto druhového komplexu měly velký vliv pleistocenní glaciace, kdy byly populace separovány v odlišných refugiích (Wellborn et al. 2005).

## 8.2 Austrálie a Nový Zéland

Sladkovodní blešivci jsou v Austrálii, na Novém Zélandu a Tasmánii zastoupeni zástupci skupina Talitrida, přičemž v Austrálii se jedná především o rod *Austrochiltonia* z čeledi Chiltonidae. Jedná se o parafyletickou skupinu tvořenou dvěma liniemi (podzemní a povrchová) vyskytující se v jihovýchodní oblasti Austrálie (Barnard & Williams 1995; King 2009; King & Leys 2011). Morfologicky příbuznou skupinu tvoří rod *Afrochiltonia* vyskytující se v Jihoafrické republice. Tím pádem je velice pravděpodobné, že jejich společný předek se vyskytoval již na kontinentu Gondwana (King & Leys 2011).

Nový Zéland se začal oddělovat od Gondwany již před 80 miliony let (Sutherland 2006), avšak sdílí například s Jižní Amerikou čeleď Phreathogammaridae. To znamená, že tato čeleď vznikla již velmi dávno (Lowry & Myers 2013). Vzhledem k tomu, že se jedná o izolované ostrovy, lze tamější diverzitu sladkovodních blešivců a historické procesy, které ji ovlivnily, studovat komplexněji. V paleocénu (55 – 65 miliony let) panovalo na Novém Zélandu subtropické klima, ale vlivem vzniku cirkumantarktického studeného proudění se

klima postupně ochlazovalo. Toto ochlazení umožnilo rozvoj blešivců, jako tomu bylo i v případě jezera Bajkal (Mats 2000; MacDonald et al. 2005). V oligocénu byl ostrov složen z několika menších ostrovů a klima bylo stále chladné. Během miocénu narůstala vulkanická aktivita, díky které se vytvořila pohoří. Pliocén se vyznačoval značnou horotvornou aktivitou, především na Jižním ostrově se zvedly Jižní Alpy. Na Severním ostrově došlo k výrazným vulkanickým erupcím. Následkem bouřlivých vulkanický a orogenních činností mezi miocénem a pliocénem se mnohé populace ocitly v izolaci, anebo se měnily směry, kterými blešivci osidlovali nové habitaty. Během glaciací v pleistocénu byl Nový Zéland tvořen pouze jedním ostrovem z důvodu regrese mořské hladiny a téměř celá jeho plocha byla pokryta ledem (Stevens 1995 podle Sutherland 2006). Sladkovodní blešivci jsou na Novém Zélandu zastoupeni třemi taxony a to Phreatogammaridae, Paracalliopiidae a Paraleptamhopidae (Sutherland 2006; Sutherland et al. 2009).

Čeď Paraleptamhopidae diverzifikovala před 8 – 12 miliony let v období miocénu, oddělení jednotlivých druhů následovalo v pliocénu. Období pleistocénu, kdy byl Nový Zéland tvořen jedním ostrovem, tak umožnilo disperzi na celém území. Mezi jednotlivými povrchovými populacemi byla nalezena značná genetická variabilita, což naznačuje dlouhodobé oddělení datované na 5 milionů let (pliocén), kdy vyšší hladina oceánu rozdělila Nový Zéland na 2 hlavní a několik menších ostrovů (Sutherland 2006).

Na výraznou genetickou variabilitu druhového komplexu *Paracalliope fluvialis* z čeledi Paracalliopiidae mělo, stejně jako v případě čeledi Paraleptamhopidae, velký vliv zvednutí hladiny oceánu před 5 miliony let v období pliocénu. Na Nový Zéland se šířil v miocénu z Austrálie a Tasmánie mořskými proudy (Barnard 1972 podle Sutherland et al. 2009). Původní australské populace byly mořské a sladkovodními se staly až při osídlení pevninských vod na Novém Zélandu (Sutherland et al. 2009). Během pleistocénu, kdy byl Nový Zéland spojen v celek, došlo k rekolonizaci směrem od západu na východ Severního ostrova (Sutherland 2006; Hogg et al. 2006; Sutherland et al. 2009). Nicméně asi před 27 000 lety erupce v pohoří Taupo zamezila dalšímu šíření populací směrem na východ, protože došlo ke změně směru toku řeky Waikato z původního toku ze západu na východ na opačný směr (Suggate et al. 1978; Wilson & Walker 1985 podle Hogg et al. 2006; Sutherland et al. 2009). Velkou genetickou odlišnost v rámci tohoto druhového komplexu lze přirovnat ke komplexu *Hyalella azteca* (Wellborn et al. 2005).

Rod *Phreatogammarus* zahrnuje dva druhy, *Phreatogammarus helmsii* a *P. waipouna*, který byl nalezen pouze na dvou lokalitách. Glaciace před 17 tisíci lety velice ovlivnily dnešní distribuci tohoto rodu (Sutherland 2006). Z výše uvedených informací lze

tedy usoudit, že dnešní diverzita a distribuce sladkovodních blešivců na Novém Zélandu je odrazem procesů především z období pliocénu a pleistocénu (Sutherland 2006; Sutherland et al. 2009).

## 9 Závěr

Pradávné osídlení pevninských vod je připisováno především blešivcům z čeledi Crangonyctidae, kteří pronikli do pevninských vod ještě v době jednotného kontinentu Pangea. Důkazem, že se vyskytovali v pevninských vodách již v této době, je jejich dnešní rozšíření na všech kontinentech. Zástupci této čeledi však spíše preferují život v podzemních vodách. Vývoj skupin blešivců obývajících povrchové vody registrujeme především od období paleocénu. Značnou diverzitu registrujeme převážně v Palearktické oblasti (především čeleď Gammaridae). Na jižní polokouli se blešivci čeledi Hyaellidae vyskytují mimo tropické oblasti Jižní Ameriky a blešivci na Novém Zélandu a v Austrálii jsou převážně z čeledí Chiltonidae, Phreatogammaridae, Paracalliopiidae a Paraleptamhopidae.

Zásadní vliv na diverzitu měla především orogenní činnost, kdy vzednutí pohoří nebo naopak deprese na hranicích tektonických desek společně s fluktuací hladiny moří a oceánů vytvářely postupně jednotlivá pevninská povodí a zároveň vznikaly přirozené bariéry, které oddělily jednotlivé linie blešivců. Mezi příklad starých procesů, které zásadně ovlivnily současnou diverzitu blešivců, patří formace pevniny za současné fluktuace hladiny oceánů Tethys a Paratethys v období oligocénu a miocénu (ca 5 až 24 milionů let), kdy v této oblasti vznikají jednotlivé linie čeledi Gammaridae, mezi nimi i druhové komplexy *Gammarus lacustris*, *G. fossarum* a *G. balcanicus*.

Stáří jezera Bajkal je datováno na 28 milionů let (oligocén) a i za přispění ochlazení klimatu a prohloubení jezera v období miocénu došlo v povodí tohoto nejstaršího jezera světa k obrovské adaptivní radiaci blešivců. Bylo zde zaznamenáno na 265 druhů patřících převážně do linií Acanthogammaridae a Micrusporodidae. Odhad stáří jezera Ohrid se pohybuje v rozmezí 1,2 až 3 miliony let. Tohoto jezera se týká radiace blešivců z odštěpené linie zařazované do širšího druhového komplexu *Gammarus balcanicus*. Zatím nebylo prozkoumáno mnoho jezer, kde k takovýmto radiacím došlo, ale je zcela jisté, že určitě existuje množství jezer, kde nové linie blešivců zatím nebyly objeveny.

Ne vždy však byla diverzita, distribuce a izolovanost populací blešivců ovlivněna orogenní činností, významné byly i změny abiotických podmínek prostředí, jako teploty (například ochlazení klimatu v období pliocénu na Novém Zélandu), či salinity (v případě Pontokaspické oblasti). Rody (například *Pontogammarus*, *Dikerogammarus*) osidlující

povodí pontokaspické oblasti vznikaly před 8 až 16 miliony let, kdy právě střídavé změny salinity ale i fluktuace hladiny a orogenní činnost měly vliv na dnešní jejich diverzitu a distribuci.

Také se prokázalo, že blešivci mohou kolonizovat pevninská povodí opakovaně, jako je tomu například v případě *Gammarus duebeni* či *G. balcanicus*. Tyto druhové komplexy se však liší v období, kdy k těmto opakovaným kolonizacím došlo. V případě *Gammarus balcanis* se pohybujeme v období v rozmezí 6 až 14 milionů let, tedy období středního až pozdního miocénu. Oproti tomu k opakovaným kolonizacím pevninských povodí Britských ostrovů a Bretaně druhovým komplexem *Gammarus duebeni* docházelo během pleistocenních glaciálů a interglaciálů.

V celkové systematice řádu Amphipoda jsou doposud značné nesrovnalosti a zařazení jednotlivých rodů a čeledí je dosti komplikované. V případě sladkovodních epigeických blešivců se jedná mimo jiné o rozpory v zařazení blešivců v jezeře Bajkal a Pontokaspické oblasti. Podle posledních studií by se však obě skupiny měly zařazovat do jedné čeledi, a to do čeledi Gammaridae. Dokud nebude provedena multigenová analýza s co největším množstvím zahrnutých druhů a druhových komplexů, bude v taxonomii celého řádu panovat značný chaos.

Po shrnutí diverzity blešivců v širším měřítku v této bakalářské práci by se má navazující diplomová práce měla zaměřit na druhový komplex *Gammarus fossarum* a jeho nově objeveným liniím na rozhraní Západních Karpat a Českého masívu. Ze zatím nepublikovaného pilotního výzkumu, na kterém se podílejí Denis Copilaș-Ciocianu a Adam Petrusek z naší katedry ve spolupráci s Petrem Pařilem z Masarykovy univerzity v Brně je patrné, že i na našem území se vyskytuje řada linií, mezi nimiž jsou i linie bazální v rámci tohoto druhového komplexu. Prvním cílem práce bude zjištění, které linie se na našem území vyskytují, jaká je jejich distribuce, fylogenetické vztahy, přibližné stáří a vzájemné vztahy.



## 10 Seznam literatury

Pozn. citace označené \* značí sekundární citace.

- \* **Barnard J. L. (1972).** Gammaridean Amphipoda of Australia, Part 1. *Smithsonian Contributions in Zoology* 103: 1-133.  
(Crustacea Amphipoda). *New Zealand Oceanographic Institute*.
- Barnard J. L. a Barnard C. M. (1983).** *Freshwater Amphipoda of the World*. Hayfield Associates. Mt. Vernon, Virginia.
- Barnard J. L. a Williams W. D. (1995).** The taxonomy of freshwater Amphipoda (Crustacea) from Australian fresh waters: Part 2. *Records of the Australian Museum* 47: 161–201.
- Berezina N. A. (2007).** Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: Pathways and consequences. *Hydrobiologia* 590: 15–29.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H. A., Gollasch S. a Van der Velde G. (2002).** Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 5: 1159-1174.
- Coleman C. O. a Gonzalez E. R. (2006).** New hyalellids (Crustacea, Amphipoda, Hyalellidae) from Lake Titicaca. *Organisms Diversity and Evolution* 6: 218–219.
- Copilaș-Ciocianu D. (2013).** Phylogeography of the *Gammarus balcanicus* species complex in the Carpathian Arc. (Master thesis). *West University of Timișoara*.
- Copilaș-ciocianu D., Grabowski M., Parvulescu L. a Petrusek A. (2014).** Zoogeography of epigeal freshwater Amphipoda (Crustacea) in Romania: fragmented distributions and wide altitudinal variability. *Zootaxa* 3893: 243–260.
- Copilaș-Ciocianu D. a Petrusek A. (2015).** The southwestern Carpathians as an ancient centre of diversity of freshwater gammarid amphipods: insights from the *Gammarus fossarum* species complex. *Molecular ecology* 24: 3980-3992.
- Costa F. O., Henzler C. M., Lunt D. H., Whiteley N. M. a Rock J. (2009).** Probing marine (Amphipoda) taxonomy with DNA barcodes. *Systematics and Biodiversity* 7: 365–379.
- \***Coûteaux M. (1983).** Fluctuations glaciaires de la fin du Würm dans les Alpes françaises, établies par des analyses polliniques. *Boreas* 12: 35-56.
- Cristescu M. E. A., Hebert P. D. a Onciu T. M. (2003).** Phylogeography of Ponto-Caspian crustaceans: a benthic–planktonic comparison. *Molecular Ecology* 12: 985-996.
- Cristescu M. E. A., Witt J. D. S., Grigorovich I. A., Hebert P. D. N. a MacIsaac H. J. (2004).** Dispersal of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus*: invasion waves from the Pleistocene to the present. *Heredity* 92: 197–203.
- Cristescu M. E. A. a Hebert P. D. N. (2005).** The “Crustacean Seas” — an evolutionary perspective on the Ponto–Caspian peracarids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 505–517.
- Daunys D. a Zettler M. L. (2006).** Invasion of the North American amphipod (*Gammarus tigrinus* Sexton, 1939) into the Curonian lagoon, south-eastern Baltic Sea. *Acta Zoologica Lituanica* 16: 20–26.
- \***Degens E. T. a Paluska A. (1979).** Tectonic and climatic pulses recorded in Quaternary sediments of the Caspian-Black Sea region. *Sedimentary Geology* 23: 149-163.
- Devin S., Piscart Ch., Biesel J. N. a Moreteau J. C. (2004).** Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. *International Review of Hydrobiology* 89: 21–34.
- Dumont H. J. (1998).** The Caspian Lake: History, biota, structure, and function. *Limnology and Oceanography* 43: 44–52.

- Englisch U., Coleman Ch. O. a Wägele J. W.** (2003). First observations on the phylogeny of the families Gammaridae, Crangonyctidae, Melitidae, Niphargidae, Megaluropidae and Oedicerotidae (Amphipoda, Crustacea), using small subunit rDNA gene sequences. *Journal of Natural History* 37: 2461–2486.
- Fenwick G. a Webber R.** (2008). Identification of New Zealand 's terrestrial amphipods (Crustacea : Amphipoda : Talitridae ) New Zealand landhopper Identification of New Zealand landhoppers. *Tuhinga* 19: 29–56.
- Fišer C., Zigmajster M. a Ferreira R. L.** (2013). Two new Amphipod families recorded in South America shed light on an old biogeographical enigma. *Systematics and Biodiversity* 11: 117–139.
- Gallardo B. a Aldridge D. C.** (2012). Mapping Ponto Caspian Invaders in Great Britain. *University of Cambridge*
- González E. R. a Watling L.** (2002). A new species of *Hyaella* from the Andes in Perú (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae). *Revista de Biología Tropical* 50: 649–658.
- González E. R.** (2003). The freshwater amphipods *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 623–637.
- González E. R., Araujo P. B. a Bond-Buckup G.** (2006). Two New Species of *Hyaella* from Southern Brazil (Amphipoda: Hyaellidae) with a Taxonomic Key. *Journal of Crustacean Biology* 26: 355–365.
- Hogg I. D., Stevens M. I., Schnabel K. E. a Chapman M. A.** (2006). Deeply divergent lineages of the widespread New Zealand amphipod *Paracalliope fluviatilis* revealed using allozyme and mitochondrial DNA analyses. *Freshwater Biology* 51: 236–248.
- Hou Z., Fu J. a Li S.** (2007). A molecular phylogeny of the genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) based on mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 596–611.
- Hou Z., Sket B., Fišer C. a Li S.** (2011). Eocene habitat shift from saline to freshwater promoted Tethyan amphipod diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 14533–14538.
- Hou Z., Sket B. a Li S.** (2013). Cladistics Phylogenetic analyses of Gammaridae crustacean reveal different diversification patterns among sister lineages in the Tethyan region. *Cladistics* 12055: 1–14.
- Hou Z., Li J. a Li S.** (2014). Diversification of low dispersal crustaceans through mountain uplift: a case study of *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) with descriptions of four novel species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 170: 591–633.
- Chapman M. A., Hogg I. D., Schnabel K. E. a Stevens M. I.** (2002). Synonymy of the New Zealand Corophiid amphipod genus *Chaetocorophium* Karaman, 1979 with *Paracorophium* Stebbing, 1899: Morphological and genetic evidence. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 32: 229–241.
- Kamaltynov R. M.** (1999a) On the evolution of Lake Baikal amphipods. *Crustaceana* 72: 921–931
- Kamaltynov R. M.** (1999b). On the higher classification of Lake Baikal amphipods. *Crustaceana* 72: 933–944.
- Karaman G. S. a Pinkster S.** (1977). Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea-Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex*-group and related species. *Bijdragen tot de Dierkunde* 47: 1–97.
- Karaman G. S. a Pinkster S.** (1987). Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea-Amphipoda). Part III. *Gammarus balcanicus*-group and related species. *Bijdragen tot de Dierkunde* 57: 207–260.
- Kelly D. W., MacIsaac H. J., Heath D.** (2006). Vicariance and dispersal effects on phylogeographic structure and speciation in a widespread estuarine invertebrate. *Evolution* 60: 257–267.

- King R. A.** (2009). Redescription of the freshwater amphipod *Austrochiltonia australis* ( Sayce ) ( Crustacea : Amphipoda , Chiltoniidae ). *Memoirs of Museum Victoria* 93: 85–93.
- King R. A. a Leys R.** (2011). The Australian freshwater amphipods *Austrochiltonia australis* and *Austrochiltonia subtenuis* (Amphipoda: Talitroidea: Chiltoniidae) confirmed and two new cryptic Tasmanian species revealed using a combined molecular and morphological approach. *Invertebrate systematics* 25: 171-196.
- Kinzler W., Kley A., Mayr G., Waloszek D. a Maier G.** (2009). Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives. *Aquatic Ecology* 43: 457–464.
- Knox M. A., Hogg I. D. a Pilditch C. A.** (2011). The role of vicariance and dispersal on New Zealand's estuarine biodiversity: the case of Paracorphium (Crustacea: Amphipoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 863–874.
- Kornobis E., Pálson S., Sidorov D. A., Holsinger J. R. a Kristjánsson B. K.** (2011). Molecular taxonomy and phylogenetic affinities of two groundwater amphipods, *Crangonyx islandicus* and *Crymostygus thingvallensis*, endemic to Iceland. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 527–539.
- \*Kováč M., Nagymarosy A., Soták J. a Šutovská K.** (1993). Late Tertiary paleogeographic evolution of the Western Carpathians. *Tectonophysics* 226: 401-415.
- Krebes L., Blank M., Jürss K., Zettler M. L. a Bastrop R.** (2010). Glacial-driven vicariance in the amphipod *Gammarus duebeni*. *Molecular phylogenetics and evolution* 54: 372–85.
- Lowry J. K. a Myers A. A.** (2003). A phylogeny and a new classification of the Corophrhiidea Leach, 1814 (Amphipoda). *Journal of Crustacean Biology* 23: 443 - 485
- Lowry J. K. a Myers A. A.** (2013). A Phylogeny and Classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). *Zootaxa* 3610: 1 - 8
- MacDonald K. S., Yampolsky L. a Duffy J. E.** (2005). Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal. *Molecular phylogenetics and evolution* 35: 323–43.
- Macneil C., Dick J. T. A. a Elwood R. W.** (1997). The Trophic Ecology of Freshwater *Gammarus* spp. (crustacea:amphipoda): Problems and Perspectives Concerning the Functional Feeding Group Concept. *Biological Reviews* 72: 349–364.
- Macneil C., Dick T. A. a Elwood R. W.** (1999). The dynamics of predation on *Gammarus* spp.(Crustacea: Amphipoda). *Biological Reviews* 74: 375 - 395
- Martin B. J. W. a Davis G. E.** (2001). An Updated Classification of the Recent Crustacea, *Natural History Museum of Los Angeles Country* 39: 1 - 124
- Matafonov D. V.** (2007). Ecology of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in Transbaikalian water bodies. *Biology Bulletin* 34: 148–155.
- Matafonov D. V. a Bazova N. V.** (2014). Decline of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) population in the delta of the Selenga River. *Biology Bulletin* 41: 168–175.
- Mats V. D., Khlystov O. M., De Batist M., Ceramicola S., Lomonosova T. K. a Klimansky A.** (2000). Evolution of the Academician Ridge Accommodation Zone in the central part of the Baikal Rift, from high-resolution reflection seismic profiling and geological field investigations. *International Journal of Earth Sciences* 89: 229-250.
- Meyran J. C. a Taberlet P.** (1998). Mitochondrial DNA polymorphism among alpine populations of *Gammarus lacustris* (Crustacea, Amphipoda). *Freshwater Biology* 39: 259–265.
- Müller J.** (1998). Genetic population structure of two cryptic *Gammarus fossarum* types across a contact zone. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 79–101.
- Müller J.** (2000). Mitochondrial DNA variation and the evolutionary history of cryptic *Gammarus fossarum* types. *Molecular phylogenetics and evolution* 15: 260–8.
- Packalén A., Korpinen S. a Lehtonen K. K.** (2008). The invasive amphipod species *Gammarus tigrinus* (Sexton, 1939) can rapidly change littoral communities in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Aquatic Invasions* 3: 405–412.

- Petrusek A.** (2013). Genetika raků. In: **Kozák P., Ďuriš Z., Petrusek A., Buřič M., Horká I., Kouba A., Kozubíková E. a Polícar T.** Biologie a chov raků. *Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod*, Vodňany: 57-73.
- Pinkster S., Dennert A. L., Stock B. a Stock J. H.** (1970). The problem of European freshwater populations of *Gammarus duebeni* Liljeborg, 1852. *Bijdragen tot de Dierkunde* 40: 116-147
- Popov S. V., Rögl F., Rozanov A. Y., Steininger F. F., Shcherba I. G. a Kováč M.** (2004). Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys: 10 maps Late Eocene to Pliocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 250: 1–46.
- Rock J., Ironside J., Potter T., Whiteley N. M. a Lunt D. H.** (2007). Phylogeography and environmental diversification of a highly adaptable marine amphipod, *Gammarus duebeni*. *Heredity* 99: 102–111.
- \*Rögl F.** (1997). Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 99: 279-310.
- Sawicki T. R., Holsinger J. R. a Iliffe T. M.** (2005). New species of amphipod crustaceans in the genera *Tegano* and *Melita* (Hadzioidea: Melitidae) from subterranean groundwaters in Guam, Palau, and the Philippines. *Journal of Crustacean Biology* 25: 49–74.
- Serejo C. S.** (2004). Cladistic revision of talitroidean amphipods (Crustacea, Gammaridea), with a proposal of a new classification, *Zoologia Scripta* 33: 551 - 586
- Serejo C. S. a Lowry J. K.** (2008). The coastal talitridae (Amphipoda: Talitroidea) of Southern and Western Australia, with comments on *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845). *Records of the Australian Museum* 60: 161–206.
- Sherbakov D. Y.** (1999). Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 92–95.
- Sherbakov D. Y., Kamaltynov R. M., Ogarkov O. B., Väinölä J. K. a Verheyen E.** (1999). On the phylogeny of lake Baikal amphipods in the light of mitochondrial and nuclear dna sequence data. *Crustaceana* 72: 911-919.
- Schnabel K. E., Hogg I. D. a Chapman M. A.** (2000). Population genetic structures of two New Zealand Corophiid amphipods and the presence of morphologically cryptic species: Implications for the conservation of diversity. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 637–644.
- Schön I. a Martens K.** (2004). Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 137-156.
- Siegismund H. R. a Müller J.** (1991). Genetic structure of *Gammarus fossarum* populations. *Heredity* 66: 419–436.
- Siegismund H. R.** (1988). Genetic differentiation in populations of the freshwater amphipods *Gammarus roeseli* and *Gammarus fossarum*. *Hereditas* 109: 269–276.
- Sket B. a Fišer C.** (2009). A new case of intralacustrine radiation in amphipoda. a new genus and three new species of Anisogammaridae (crustacea, amphipoda) from the ancient lake Fuxian hu in Yunnan, China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 115–123.
- \*Stevens G.** (1995). *Prehistoric New Zealand*. Reed Books, Auckland.
- Stock J. H.** (1971). A revision of the *Sarathrogammarus* - group (Crustacea, Amphipoda). *Bijdragen tot de Dierkunde* 41: 94-129
- \*Suggate R. P., Stevens G. R. a Te Punga M. T.** (1978). *The Geology of New Zealand* (Vol. 2). EC Keating, Govt. Printer.
- Sutcliffe D. W.** (1992). Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): basic processes. *Freshwater Forum* 2: 102–128.
- Sutherland D. L.** (2006). Phylogeography and Ecology of New Zealand Freshwater Amphipoda (*Paracalliope*, *Paraleptamphopus* and *Phreatogammarus*). *Diss. The University of Waikato*

- Sutherland D. L., Hogg I. D. a Waas J. R.** (2009). Phylogeography and species discrimination in the *Paracalliope fluviatilis* species complex (Crustacea: Amphipoda): can morphologically similar heterospecifics identify compatible mates? *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 196–205.
- Takhteev V. V.** (2000). Trends in the Evolution of Baikal Amphipods and Evolutionary Parallels with some Marine Malacostracan Faunas. *Advances in Ecological Research* 31: 197–220.
- Trontelj P., Blejec A. a Fišer C.** (2012). Ecomorphological convergence of cave communities. *Evolution* 66: 3852–3865.
- Vainio J. K. a Väinölä R.** (2003). Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 523–542.
- Väinölä R., Witt J. D. S., Grabowski M., Bradbury J. H., Jadzewski K. a Sket B.** (2008). Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 241–255.
- Wagner B. a Wilke T.** (2011). Preface “evolutionary and geological history of the Balkan lakes Ohrid and Prespa.” *Biogeosciences* 8: 995–998.
- \*Wall D. a Dale B.** (1974). Dinoflagellates in Late Quaternary deep-water sediments of Black Sea. The Black Sea: *Geology, Chemistry, and Biology*. *Am. Assoc. Pet. Geol. Mem* 20: 364–380
- Weiss M., Macher J. N., Seefeldt M. A. a Leese F.** (2014). Molecular evidence for further overlooked species within the *Gammarus fossarum* complex (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia* 721: 165–184.
- Wellborn G. A., Cothran R. a Bartholf S.** (2005). Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *Hyaella azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 161–175.
- Westram A. M., Jokela J., Baumgartner C. a Keller I.** (2011). Spatial distribution of cryptic species diversity in European freshwater Amphipods (*Gammarus fossarum*) as revealed by pyrosequencing. *PLoS ONE* 6: e23879.
- \*Wilson C. J. N. a Walker G. P. L.** (1985). The Taupo eruption, New Zealand I. General aspects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 314: 199–228.
- Witt J. D. a Hebert P. D.** (2000). Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyaella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 687–698.
- Wysocka A., Grabowski M., Sworobowicz L., Burzynski A., Kilikowska A., Kostoski G. a Sell J.** (2013). A tale of time and depth: intralacustrine radiation in endemic *Gammarus* species flock from the ancient Lake Ohrid. *Zoological Journal of the Linnean Society* 167: 345–359.
- Wysocka A., Grabowski M., Sworobowicz L., Mamos T., Burzynski A. a Sell J.** (2014). Origin of the Lake Ohrid gammarid species flock: ancient local phylogenetic lineage diversification. *Journal of Biogeography* 41: 1758 – 1768
- Zachos J. C., Shackleton N. J., Revenaugh J. S., Pälike H. a Flower B. P.** (2001). Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science* 292: 274–278.
- \*Zenkevich L.** (1963). *Biology of the seas of the USSR*. George Allen & Unwin, London.